

Der Anschluß der Blattspuren an das Holz bei den Coniferen

von

PAUL KESTEL

1961

Der Anschluß der Blattspuren an das Holz
=====

bei den Coniferen.
=====

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München.

vorgelegt von Paul K e s t e l , Münchberg/Ofr.
am 25. 8. 1961



1. Berichterstatter: Prof. Dr. K. M Ä G D E F R A U

2. Berichterstatter: Prof. Dr. B. H U B E R

Tag der mündlichen Prüfung: 28. 2. 1962

Herrn Professor Dr. K. M ä g d e f r a u möchte
ich an dieser Stelle für die Anregung zu dieser
Arbeit sowie für das Interesse, das er dem Fort-
gang der Arbeit stets entgegenbrachte und alle
Unterstützungen, die er mir angedeihen ließ, mei-
nen herzlichsten Dank aussprechen.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung	1
I. Nadeln an Langtrieben (Picea u.a.)	
1. Verlauf der Blattspur	2
2. Elemente der Blattspur innerhalb des Stammzylinders	3
3. Entwicklung der Blattspur	
a) Anlage der Spur	4
b) Weitere Entwicklung der Spur in der ersten Vegetationsperiode	9
4. Das Kambium	12
5. Der Anschluß der Blattspuren an das Holz im zweiten und in den weiteren Jahren	13
6. Die Spur nach dem Abfallen der Nadeln	19
II. Nadeln an Kurztrieben (Pinus u.a.)	20
Zusammenfassung	22
Erläuterungen zu den Abbildungen	25
Literaturverzeichnis	28
Abbildungen (1 - 24)	

Digitized by the Internet Archive
in 2026

Der Anschluß der Blattspuren an das Holz

bei den Coniferen.

Im Gegensatz zu den Laubbäumen, die mit nur wenigen Ausnahmen alljährlich ihre Blätter abwerfen, verbleiben bei den meisten Coniferen die Nadeln mehrere Jahre am Stamm und an den Zweigen. Allerdings ist die Lebensdauer dieser Nadeln bei den einzelnen Arten sehr verschieden:

Die schuppenförmigen Blätter vieler Cupressaceen, vor allem von *Thuja* und *Chamaecyparis* werden fast durchweg nur 1 Jahr alt. Ein ebenfalls nur geringes Alter erreichen die Nadeln, die an Kurztrieben sitzen: *Larix* wirft sie jedes Jahr ab, bei *Cedrus* bleiben sie höchstens zwei Jahre erhalten, wogegen die Nadeln bei *Pinus* bereits 4 - 5 Jahre alt werden können, doch fallen sie auch hier bei den meisten Arten zum Großteil schon nach zwei Jahren ab.

Bei den Coniferen jedoch, die ausgesprochen nadelförmige Blätter unmittelbar an Langtrieben besitzen, verbleiben diese in der Regel sehr lange an den Zweigen und besonders am Stamm: Bei *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Taxus* u. ä. beobachtet man bis zu neun Jahre alte Nadeln; bei *Cryptomeria* und *Araucaria* können sie ein noch beträchtlich höheres Alter erreichen, wobei jedoch erwähnt werden muß, daß bei den letzteren das genaue Alter kaum festzustellen ist, da keine Jahresringe ausgebildet werden. ELLIOTT gibt für *Araucaria imbricata* (= *A. araucana*) ein Höchstalter der Nadeln bis zu 30 Jahren an.

In Übereinstimmung mit ELLIOTT läßt sich feststellen, daß auf die Lebensdauer der Nadeln die Lebensbedingungen der Pflanze einen nicht geringen Einfluß ausüben. Günstige Verhältnisse bewirken eine längere Lebensdauer.

Die Nadeln bleiben bis zu ihrem Abfallen funktions-tüchtig und müssen daher den Anschluß an das Leitungs-system der Pflanze aufrechterhalten. Das bedeutet, daß für die Wasserversorgung des Blattes die Verbindung der Blattspur zum Holz der jeweiligen Wachstumsperiode immer wieder erneuert werden muß. -

Die für diesen Anschluß der Blattspuren an das Holz notwendigen Wachstumsvorgänge sollen in vorliegender Arbeit untersucht werden. Als Studienmaterial wurde vor-wiegend *Picea excelsa* als Beispiel für Nadeln an Lang-trieben und *Pinus silvestris* als Beispiel für Nadeln an Kurztrieben gewählt.

Das Thema wurde bereits von MARKFELDT 1885 und von ELLIOTT 1935 in Zusammenhang mit ihren Arbeiten über den Anschluß der Blattspuren an das Holz bei den immergrünen mehrjährigen Laubblättern erörtert. An geeigneter Stelle wird auf diese Arbeiten Bezug genommen werden.

I. Nadeln an Langtrieben (*Picea u.s.a.*).

1. Verlauf der Blattspur.

Bei allen mehrjährigen Nadeln, die an Langtrieben sit-zen, verläuft die Blattspur im ersten Jahr in einem spit-zen Winkel durch das Holz, biegt an der Austrittsstelle zu einem etwas stumpferen Winkel um, um dann wieder im gleichen spitzen Winkel die Rinde auf eine Strecke zu durchlaufen, die etwa dem oberen Drittel oder Viertel des Blattkissens entspricht, um dann erst in die Nadel abzu-biegen (Abb. 1).

In den folgenden Jahren ändert sich das Bild insofern, als die Blattspur das Holz in einem Winkel von ungefähr 85° durchläuft (Abb. 2). Ein Winkel von 90° wird meist nur in sehr üppig gewachsenen Pflanzen erreicht (Abb. 24c); dagegen kann bei schwächeren Pflanzen und bei langsam wach-

senden Hölzern der Winkel von 70° noch unterschritten werden (Abb. 3).

Der Verlauf in der Rinde ändert sich kaum. Nur im ersten Jahr verkleinert sich der Winkel zur Längsachse, da sich die Spur noch dem Streckungswachstum des Triebes anpassen muß (Abb. 12a, 13a, 1). Später verändert sich in diesem Abschnitt der Blattspur an der Einordnung in die Umgebung nichts mehr, nur der Abstand vom Stammzylinder wird durch dazwischengeschobenes Phloem gleichmäßig vergrößert.

2. Elemente der Blattspur innerhalb des Stammzylinders.

Die wichtigsten Bestandteile der Blattspur sind natürlich die Blattspurtracheiden, aber sie machen im Höchsthalle nur die Hälfte der ganzen Spur aus. - Sie zeigen in ihrem Aussehen eine schwache Ähnlichkeit mit den Tracheiden des Spätholzes aus einem Jahresring, besitzen aber recht kräftige netz- oder treppenförmige Wandverstärkungen und bedeutend dünnere Wände als die Stammholztracheiden und sind auf jeden Fall leicht von diesen zu unterscheiden (Abb. 5). Sehr viele Hoftüpfel stellen die Verbindung zwischen den Tracheiden der Spur untereinander und zu den Stammtracheiden her.

Das Lumen der Spurtracheiden hat bei erwachsenen Pflanzen einen Durchmesser bis 15μ (bei Stammtracheiden 25μ und mehr), die Länge beträgt bei einer Pflanze mit normalem Wachstum durchschnittlich 1 mm; das gilt aber nur für die Spurtracheiden, die im Stammzylinder ihre Funktion ausüben. In der oberen Hälfte der Blattspur finden sich nämlich noch zerdrückte Tracheidenfragmente einzeln oder in Gruppen, auf deren Herkunft noch näher einzugehen sein wird (Abb. 4).

Dazu beobachtet man in der Blattspur allenthalben Markstrahlzellen, die sich in nichts von den Markstrahlzellen des übrigen Holzes unterscheiden. - Schließlich aber finden

sich noch sehr viele Zellen, die noch in der Nähe der Austrittsstelle der Spur aus dem Stammholz in die Rinde rein parenchymatisch sind (Abb. 17 und 19), die aber sehr bald stark verholzte Wände mit einfachen Tüpfeln ausbilden (Abb. 6). Diese Zellen hat MARKFELDT als "Begleitzellen" bezeichnet. Der Name sei im folgenden beibehalten, wenn auch der Zelltyp noch anders definiert werden muß. Diese Begleitzellen sterben noch in der Wachstumsperiode wieder ab, in der sie gebildet wurden. Solange sie heranwachsen, drängen sie sich in alle vorhandenen Hohlräume zwischen den Tracheiden, in der Hauptsache aber finden sie sich in der oberen Hälfte der Blattspur (Abb. 4, 17).

MARKFELDT möchte in der Spur außerdem noch kollenchymatische Zellen gefunden haben, eine Existenz solcher Zellen kann allerdings nicht bestätigt werden.

3. Entwicklung der Blattspur.

a) Anlage der Spur.

Die Blattspur wird schon vor dem Xylem des Stammes ("Protoxylem"), in ihren ersten Anfängen sogar noch vor dem dazugehörigen Blattprimordium angelegt. -

Das Problem der Differenzierung des Vegetationskegels in die verschiedenen Gewebe wird schon seit der Mitte des vergangenen Jahrhunderts diskutiert, vor allem auch die Entstehung der Leitungsgewebe.

HANSTEIN, NÄGELI und SANIO stellten in den Jahren um 1860 ihre so verschieden scheinenden Thesen über diese Differenzierung auf. Allerdings verfolgen sie die Entwicklung nicht bis zur vollen Ausbildung der Gewebe.

1932 greift HELM die Frage nocheinmal auf. - Er erweitert die Histogentheorie HANSTEINS, indem er den Vegetationskegel basipetal vom Urmeristem in Dermatogen (bildet die Epidermis),

Phloeogen (wird zur Rinde), M e r i s t e m r i n g (entwickelt sich zu Leitungsgewebe und Interfascicularkambium) und das Metrogen (Markmeristem) aufgliedert. Durch die Aufdeckung des "Verdickungsringes" SANIOS als Meristemring u n d daraus sich entwickelnden Prokambiumring seiner Definition hat HELM die großen Widersprüche zwischen den oben genannten Wissenschaftlern wenigstens gemildert.

In ähnlicher Weise wie HELM, aber nicht so weit differenziert gliedern SCHMIDT (1924) und CAMEFORT (1956) - um nur zwei weitere Autoren zu nennen - den Vegetationskegel unterhalb des Urmeristems in "Tunica" und "Corpus", bzw. in "Randmeristem" und "Markmeristem". Diese beiden Gewebetypen stellen die wirklich meristematische Zone des Vegetationskegels dar, während die eigentlich apikale Zone verhältnismäßig träge in ihren Zellteilungen ist. - Das gleiche galt auch bei HELM für die verschiedenen Histogene im Gegensatz zum "Urmeristem".

Was allen bisher erwähnten Arbeiten gemeinsam ist, ist die Frage nach der Tätigkeit des Vegetationspunktes und nach der Differenzierung der verschiedenen Gewebe aus dem Urmeristem. Man war letzten Endes auf der Suche nach einer Scheitelzelle in der Vegetationsspitze der Samenpflanzen notwendigerweise auf die weitere Entwicklung des Spitzenmeristems und deren Probleme aufmerksam geworden. Dabei drängte sich auch von selbst der Wunsch nach einer Gliederung in verschiedene Gewebe auf.

DE SLOOVER hat nun einen neuen Weg eingeschlagen. Er verfolgt nicht die Differenzierung des Vegetationspunktes als erste Frage, sondern er beobachtet, wie die einmal gebildeten Gewebe weiterwachsen. Und tatsächlich heben sich durch seine Betrachtungsweise manche Widersprüche der bisherigen Autoren auf.

Wie die Querschnittzeichnungen bei DE SLOOVER (Abb. 8)

zeigen, sind die Blattprimordien 1, 2, 3 und 4 in Fig. a gerade im Entstehen. In der Höhe dieses Schnittes sind zunächst noch keine Blattspuren zu erkennen, die diesen vier Primordien zugeordnet sein sollten. Ein Schnitt in Höhe des 7. Knotens (Fig. b) zeigt aber Blattspuren, die nur zu den in Entstehung begriffenen Blättern 1 - 4 gehören können. Fig. c zeigt diese Spuren bereits deutlich ausgebildet: in der Höhe des 9. Knotens sind sie eindeutig als solche zu erkennen. Das muß nun bedeuten, daß die Spur dem Blatt entgegenwächst, zu dem sie einmal gehören soll. Der Anstoß zur Differenzierung der ersten Blattspuranlagen in das Urmeristem oder auch, wenn man so sagen möchte, in das Randmeristem hinein muß also von dem bereits fertigen Teil der Spur kommen, sie wächst genauso akropetal wie eben der ganze Sproß.

So sind aber auch diese Zellen, deren Entwicklung durch Einbeziehung in die entstehende Spur festgelegt wird, die ersten differenzierten Zellformen des Randmeristems. Sie werden allmählich zu den von HELM als Prokambiumzellen bezeichneten Typen, d.h. aber auch, daß sie noch stark zu wachsen und sich längs zu teilen beginnen.- Gleichzeitig mit den ersten Differenzierungserscheinungen im Randmeristem beginnen sich auch solche im Markmeristem einzustellen; bekanntlich differenziert sich das Mark der Coniferen sehr früh (Abb. 9).

Zwischen den Blattspuren bleiben undifferenzierte Zellen, die weder zu Rindenzellen noch zu Markzellen werden. Diese Zellen bewahren ihren parenchymatischen, ja sogar meristematischen Charakter sehr lange und bilden später, falls sie nicht in andere Zellen umgestaltet wurden, stark verdickte Zellwände mit einfachen Tüpfeln aus; sie sind nichts anderes als die Begleitzellen der fertigen Spur. Allerdings wird im Laufe der Entwicklung diese "Blattlücke" stark eingeschränkt durch das sich bildende Sekundärholz. Keineswegs kann aber

behauptet werden, daß die Blattlücke zu einfachen Markstrahlen abgewandelt wird (vgl. BARTHELMESS). -

Über die Differenzierung der vordersten Zellen einer Spur schreibt DE SLOOVER weiter: "Die Spitzen der Prokambiumbündel reichen bis auf zwei Zellen an das Dermatogen heran und zeigen bereits eine Biegung gegen die Blattprimordien. Die Zellen, die diese Spur bilden, unterscheiden sich weder in ihrer Gestalt noch in ihrer Länge von den Meristemzellen, die die Spur einschließen. Ihr Inhalt unterscheidet sich kaum. Verfolgt man die Spuren nach abwärts, kann man eine rapide Höhenzunahme der Prokambiumzellen beobachten." - (Vgl. Abb. 7, 9 und 12!)

An den ersten Blattprimordien ist es allerdings nicht möglich, eine Spur zu finden, die bereits gegen diese Blattanlagen abbiegt. Das bedeutet also, "daß die prokambiale Spur eines Blattes schon vor dessen Primordium erscheint".

Von der Insertionsstelle aus differenziert sich dann die Spur auch allmählich und mit dessen Wachstum in das junge Blatt hinein.-

Durch diese Betrachtungsweise der Wachstumsvorgänge erklärt sich auch die Anordnung und die Entstehung der Sympodien neu: die Blattspur wächst nicht senkrecht nach oben, sondern berücksichtigt die Blattfenster der Spuren, an denen sie vorbei zur Spitze wächst. - Verfolgt man z.B. die Spur 1 (Abb. 8) in der bisherigen Betrachtungsweise als von oben nach unten verlaufend, so weicht sie in Fig. c weit von der Spur 4 ab, zwischen ihr und dieser Spur öffnet sich die Blattlücke der Spur 9, mit der sie sich in Höhe des 11. Knotens vereinigt (Fig. e) nachdem sie vorher mit Spur 6 ein Sympodium gebildet hatte (Fig. d). Weiterhin kann sie dann nicht mehr aufgefunden werden.

Die Feststellungen DE SLOOVERS bestätigen sich auch in

weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien. - Schneidet man einen jungen Sproß an einer Stelle, die gerade in das Längenwachstum überzugehen beginnt, t a n g e n t i a l an, so läßt er am deutlichsten den Verlauf der sich entwickelnden Blattspur erkennen. In Abb. 10 sind die Blattlücken - mit den dazugehörigen Spuren - so numeriert, daß sie mit den Nummern aus den Querschnittzeichnungen DE SLOOVERs übereinstimmen (Taxus hat andere Parastichenzahlen aufzuweisen als Picea!). Die Zeichnung zeigt, wie die Spur, die unter der Blattlücke 1 in die Schnittebene hereinbiegt, sich erst mit Spur 6 zu vereinen scheint, von dieser aber wieder abweicht, um endgültig in die Spur 9 zu münden.

Die Prokambiumzellen - Dieses Zellstadium ist in Abb. 10 und 12 voll und ganz erreicht - bauen somit einen Hohlzylinder von zukünftigem Leitungsgewebe auf, der entsprechend der Anordnung der Blattprimordien von den Blattlücken der ausbiegenden Spuren unterbrochen ist. Diese erste Anlage der Stele muß wohl als D i k t y o s t e l e bezeichnet werden. Allerdings ist es jeweils nur eine Blattspur, die aus einem Blatt kommend in diese Diktyostele mündet. - Abb. 11 versucht den Bau dieser "Protostele" zu veranschaulichen. Es wurde absichtlich darauf verzichtet, die Blattspuren in ihrem "Verlauf" anzugeben. Abb. 10 zeigt wohl, daß dies möglich wäre, aber es erscheint umgekehrt auch einmal notwendig, die Einheitlichkeit des Prokambiumzylinders - und zwar einschließlich der in die Blätter abbiegenden Spuren, die in Abb. 11 der Übersichtlichkeit halber weggelassen sind - zu betonen, d.h. den Mantel, der sich aus diesem Zelltyp aufbaut als Ganzes zu betrachten, der eben an seinem apikalen Ende in der oben beschriebenen Weise weiterwächst (Abb. 9a).

Diese Möglichkeiten der Definition des Prokambiumzylinders wird in etwa auch bei DE SLOOVER angedeutet. Jedenfalls dürfte sich auch hier der Gegensatz früherer Autoren, ob Prokambium

"ring" oder nur ein System von vielen einzelnen Prokambiumspuren, mit dem sich auch HELM schon auseinandersetzte, als geringer erweisen, als er ursprünglich zu sein schien.

COULTER und CHAMBERLAIN (1925) wollen auf Grund der Blattlücken, die die Gymnospermen mit den Filicales und Ophioglossales gemeinsam haben, phylogenetische Zusammenhänge zwischen diesen beiden Pflanzengruppen ableiten. Ähnliche Andeutungen hat schon DE BARY (1877) gemacht.

b) Weitere Entwicklung der Spur in der ersten Vegetationsperiode.

An der Anordnung der Blattspuren zueinander ändert sich auch dann nichts, wenn im Anschluß an die Ausbildung der oben beschriebenen Zellformen der Sproß ein gewaltiges Längenwachstum beginnt (vgl. Abb. 12a, und 13a!). Dabei wird die Spur zwischen ihrer Austrittsstelle aus dem Prokambiumzylinder und ihrem Übergang in das Blatt aus ihrer zunächst fast waagrechten Lage (Abb. 7, 12a, 12) in die steile Richtung gezogen, wie sie später nur noch in der Rinde eindeutig zu erkennen ist (Abb. 1 - 3, 13a und 13). Die gleiche Streckung erfährt natürlich auch der ganze übrige Hohlzylinder sowie auch die Blattlücken, die also nicht mehr breiter, aber zunächst um vieles höher werden (Abb. 12a/13a, 12/13). -

Bei den nun einsetzenden Differenzierungsvorgängen des Sekundärholzes wird zunächst eine gewaltige Einengung der Blattlücke vorgenommen. Dabei erweist es sich auch, daß die Zellen der Blattlücke ihren meristematischen Charakter bewahrt haben müssen, da auch inmitten der Blattlücken Zellen des Sekundärxylems entstehen.

Der eindeutige Unterschied zwischen den Zellen der Blattspuren bzw. "Protostele" nach deren voller Ausbildung einerseits und den Tracheiden des Sekundärholzes andererseits

rechtfertigt es auf keinen Fall, das Holz der Fichte als "weitergewachsene Blattspuren" zu bezeichnen (BARTHELMESS). Eine weitere Unterscheidungsmöglichkeit liegt wohl auch noch in der Tatsache, daß die Entwicklung des Sekundärholzes genauso gleichmäßig und gleichzeitig einsetzt und von unten nach oben stattfindet, wie zunächst das Netz von Blattspuren bzw. der Prokambiumzylinder ausgebildet wurden. In Wirklichkeit müssen also die Blattspuren eigentlich den Xylemprima-
nen zugerechnet werden, die nur soweit funktionsfähig bleiben, als sie durch die äußerste Zone des sekundären Holzmantels und durch die Rinde ins Blatt laufen. - Das Sekundärholz entsteht aus dem meristematisch gebliebenen Teil des Randmeristems, zu dem auch die Zellen der Blattlücke gehören!

Das Sekundärholz beginnt sich auch erst zu bilden, nachdem das Streckungswachstum des jungen Triebes fast ganz abgeschlossen ist, und damit setzen andere Wachstumsvorgänge ein: das Dickenwachstum.

Abb. 13a zeigt in einer größeren Übersicht noch einmal einen Ausschnitt aus dem Präparat, nach dem Abb. 13 gezeichnet wurde. Die Höhe des Blattkissens in 13a läßt die Stelle vermuten, an der die Blattspur einmal das Holz durchlaufen wird, wie es in Abb. 1 am Ende der Vegetationsperiode gezeigt wird. Das ist etwa die halbe Höhe der in Abb. 13 schräg nach außen verlaufenden Blattspur.

Daß diese Spur an ihrem unteren Ende nicht in die senkrechte Spur, deren oberes Ende noch zu erkennen ist, einzu-
münden scheint, erklärt sich daraus, daß die Blattspur nicht radikal senkrecht nach oben, sondern in einer sehr steilen Spirale etwas schräg verläuft (vgl. auch oben!). Diese Richtung nähert sich zwar mit dem Streckungswachstum sehr stark der Senkrechten, es läßt sich aber nicht vermeiden, daß die Spuren am unteren oder oberen Ende aus dem Bildfeld über oder unter die Bildebene verschwinden. In Abb. 13a ist der weitere

Verlauf der Spur aus der Schnittserie ergänzt (durch die gestrichelte Linie angedeutet). Aus der wirklichen Höhe der Verschmelzungsstelle der Spur mit dem "Prokambium-zylinder" läßt sich erst die volle Länge der Blattlücke ermes sen!

Die Stammtracheiden, d.h. die Tracheiden des Sekundärholzes engen nun zunächst einmal die Blattlücke auf einen immer kleineren Raum ein (Abb. 1, 2, 14 - 17). Am Ende der ersten Wachstumsperiode, spätestens in den ersten Wochen der zweiten Vegetationsperiode, hat die Lücke etwa die Größe erreicht, die sie später beibehalten wird. Bei dürrftig wachsenden Pflanzen kann sie allerdings auch in den folgenden Jahren allmählich immer kleiner werden.

Mit dem Dickenwachstum des Sekundärholzes wird die Spur außerdem gezwungen, sich den neuen Platzverhältnissen anzupassen. Eine von diesem Holz freigelassene Öffnung kann nur mit dem Dickenwachstum senkrecht zur Richtung des Stammes weiterwachsen und daher wird auch die Blattspur in die Waagrechte gedrückt.

Dabei dürfte für die Richtung der Blattspur auch die Geschwindigkeit des Dickenwachstums eine Rolle spielen: je langsamer das Holz in die Dicke wächst, d.h. je langsamer sich die Stammholztracheiden differenzieren, umso mehr kann die Spur ihre schräge Richtung behaupten oder wenigstens so weit wie möglich aufrechtzuerhalten suchen, die sie durch das Streckungswachstum einnehmen mußte. So nimmt bei langsam wachsenden Hölzern, z.B. bei *Taxus*, die Spur einen verhältnismäßig schrägen Verlauf durch das Holz im Vergleich zur Fichte (Abb. 1 - 3).

Das Umbiegen der Spur in die Waagrechte wird leicht auch daraus verständlich, daß das Wachstum des Holzes bei einer schräg verlaufenden Spur in der Nähe der Austrittsstelle der Spur aus dem Stammholz bedeutend mehr gestört wird als bei einer waagrecht liegenden Spur. Nur langsam wachsende Hölzer

haben Zeit, sich in der Ausbildung der Stammtracheiden an die ständig geänderten Platzverhältnisse in der Umgebung der Spur anzupassen. Und selbst bei *Taxus* sind beispielsweise die Stammtracheiden über der Spur bisweilen stark deformiert und am unteren Ende breitgedrückt. -

Während die Anordnung der Xylemprimanen in ihrer Gesamtheit als Diktyostele bezeichnet werden konnte, die mit einem gewissen Recht der Diktyostele vor allem der Osmundaceen verglichen werden kann (COULTER und CHAMBERLAIN), muß wohl der Zylinder des Sekundärholzes als *Solenostele* bezeichnet werden, wenn man unter diesem Begriff eine Stelenform versteht, deren Elemente ausschließlich dem Stamm angehören. In diese Solenostele ist dann die Diktyostele eingeschlossen, aus der auch die Blattspuren kommen, die diese Solenostele durchbrechen. Abb. 18 will diese Verhältnisse veranschaulichen. - Solange sich also Nadeln am Stamm oder Zweig befinden, fungieren die Zellformen zweier verschiedener Stelenformen für die Wasserversorgung der Nadeln.

4. Das Kambium.

Das Kambium des Sekundärholzes ist an der Austrittsstelle der Spur aus dem Stammzylinder ebenfalls durchbrochen, biegt aber mit der Spur etwas nach außen aus (Abb. 19).

ELLIOTT vertrat die Ansicht, daß sich dieses gleiche Kambium auch in die Blattspur hinein fortsetze, in den ersten Jahren auch zu einem gewissen Dickenwachstum der Spur, soweit sie in der Rinde verläuft, beitragen solle und für die Bildung der Blattspurtracheiden verantwortlich sei, wenn in den nächsten Vegetationsperioden der Anschluß der Spur an das neu entstehende Holz zu bewerkstelligen sei. Diesen Abschnitt des Kambiums bezeichnete er als "Achselhöhlenkambium".

Das hieße nun aber, daß dieses Achselhöhlenkambium in der Lage sein müßte, je nach Bedarf zwei verschiedene Formen von Tracheiden zu bilden. Außerdem müßte wenigstens zu Beginn der Wachstumsperiode ausgerechnet an dieser Stelle ein äußerst teilungsfähiges Kambium vorliegen. Abb. 19 läßt erkennen, daß das Kambium nur soweit gegen den rindenläufigen Teil der Blattspur verläuft, wie die kräftig ausgezogene Linie andeutet. Der Schnitt ist an einem dreijährigen Zweig geführt, was sich in der Zeichnung noch an der Gliederung des Phloems in drei "Jahresringe" ablesen läßt. Das Phloem der Blattspur zeigt diese Gliederung nicht.

Es läßt sich hier schon andeuten, daß das Kambium auch an der Austrittsstelle der Spur aus dem Stammzylinder echtes Sekundärmeristem bleibt, d.h. keinerlei "Xylemprimanen" abzugeben imstande sein dürfte.

Die Biegung nach außen geht etwa soweit, daß beim Zurückbiegen gegen den Stamm die Öffnung für die Blattspur ungefähr wieder geschlossen werden könnte. Bei älteren Nadeln versucht das Kambium auch mehr und mehr, die Spur einzuengen und die Öffnung zu schließen. - Das Ausbiegen des Kambiums hat zur Folge, daß sich zwischen die vorderen Enden der entstehenden - ebenfalls nach außen gebogenen - Stammtracheiden die rückwärtigen Enden der heranwachsenden Spurtracheiden schieben können, so daß im fertigen Zustand die Verzahnung zustandekommt, die für den Anschluß der Spur an das Stammholz notwendig ist (Abb. 4 und 19).

5. Der Anschluß der Blattspuren an das Holz im zweiten und in den weiteren Jahren.

Soweit die Blattspur in der Rinde und in der Nadel verläuft, ändert sie ihre Größe nicht mehr, wenn die Wachstumsvorgänge des ersten Jahres abgeschlossen sind. Auch inner-

halb des Stammes nimmt die Dicke der Spur nicht mehr zu.

In der Längenausdehnung müßte aber die Spur infolge des Dickenwachstums des Stammes oder Zweiges an der Austrittsstelle reißen. Hier muß also die Tätigkeit eines Teilungszentrums einsetzen, das jedoch nicht mit dem Kambium des Sekundärholzes identisch sein kann.

Dieses Teilungszentrum kann nichts anderes sein, als der Rest des Randmeristems, der seine meristematischen Fähigkeiten grundsätzlich bewahrt hat: die parenchymatisch gebliebenen Zellen der Blattlücke, eben die noch undifferenzierten Begleitzellen.

Der Schnitt in Abb. 17 ist so geführt, daß die Stammtracheiden über der Spur die äußerste Zelllage des Holzzylinders darstellen, über der Schnittebene liegen also die Kambiumzellen (unter der Spur biegt das Holz ja noch weit nach außen aus). Die Markstrahlzellen haben hier bereits ihre verdickten Zellwände, während das bei den Begleitzellen noch nicht der Fall ist. Diese Begleitzellen sind es auch, die für die Bildung der Blattspurtracheiden verantwortlich gemacht werden müssen! Allerdings liegt das Teilungs- und Differenzierungszentrum weiter außerhalb des Stammzylinders (Abb. 19).

Das darf auch deswegen nicht überraschen, weil ja die Blattlücke auch noch zur Bildung der Achselknospen - nicht nur im ersten Jahr - befähigt ist: Was KUNDU und RAO (1955) für die Entstehung der Achselknospen bei *Hibiscus cannabinus* aus dem Gewebe der Blattlücke beschreiben, darf ebenfalls für die Nadelhölzer übernommen werden (Abb. 20). - In diesen Achselknospen wird dabei auch zunächst Prokambium gebildet, das den Anschluß an das System der Xylemprimanen im Hauptstamm findet.

Im folgenden sollen zunächst die Wachstumsvorgänge im unteren Teil der Spur besprochen werden. - Da im Frühjahr das Dickenwachstum besonders heftig einsetzt, ist in dieser Zeit auch eine starke Teilungstätigkeit der noch meristema-

tischen Begleitzellen zu erwarten. Dabei differenzieren sich auch eine Reihe solcher Zellen zu Spurtracheiden. Das geschah ja auch bei der Anlage der Prokambiumstränge in der ersten Vegetationsperiode.

Das Teilungszentrum für die Bildung dieser Spurtracheiden schließt direkt an das Sekundärkambium an (Abb. 19). Daher mag der Eindruck entstehen, als ob das "Achselhöhlenkambium" wirklich die Fortsetzung des normalen Kambiums darstelle. Der Ausdruck wird im folgenden nicht mehr gebraucht, da die Bezeichnung "Kambium" (als Sekundärmeristem) nicht zutrifft.-

Hier entstehen also die Zellen, die sich erst stark in die Länge strecken müssen, um ihre spätere Größe zu erreichen (Kambiumzellen wachsen nicht mehr oder auf keinen Fall in diesem Maße in die Länge; vgl. aber die Prokambiumstränge, die schon in der Knospe entstehen und das ganze Längenwachstum des jungen Sproßes mitvollziehen!). Dabei werden die rückwärtigen, d.h. dem Stammzylinder zugewandten Enden der entstehenden Spurtracheiden zwischen die vorderen Enden der Stammtracheiden eingebaut, sind also hier fest verankert. Außerdem sind die entstehenden Tracheidenbündel noch von den unverändert gebliebenen Begleitzellen durchsetzt, die schließlich weiter im Innern des Stammes ihre stark verdickten Zellwände bilden. - Über das Ganze hinweg schiebt sich nun das Kambium und hinter ihm das Holz des Stammes nach außen und im gleichen Maße, wie dieses Wachstum vor sich geht, müssen die Spurtracheiden in die Länge wachsen.

So wird der im Xylem verlaufende untere Teil der Blattspur in seine Umgebung eingebaut. Dagegen ist aber auch der rindenläufige Abschnitt der Spur seinerseits fest in das Gewebe der Rinde eingefügt und wird beim Dickenwachstum des Triebes nach außen mitgeführt. Das untere Ende dieses Abschnittes der Blattspur, an dem der Anschluß zum anderen Teil des Bündels

stattfindet, gleitet also über die jungen neugebildeten Blattspurtracheiden hinweg, oder diese werden umgekehrt an ihm vorbeigezogen.

Dabei werden die in der Reibungszone liegenden Spurtracheiden schon leicht gedrückt; sie scheinen überhaupt nicht von großer Festigkeit zu sein und auch nicht lange ihre Tätigkeit als Leitgefäße ausüben zu müssen.

Nur diese Tracheiden der Reibungszone werden durch die Bewegung der beiden Spurteile in Mitleidenschaft gezogen. Sie sind einerseits am unteren Ende des Rindenteils der Spur festgewachsen, bei ihrem Längenwachstum gelangen aber - und zwar passiv! - die rückwärtigen Enden auch in die Hauptmasse der unverändert gebliebenen Begleitzellen im oberen Teil der Spur. Sie sind also an den beiden Enden mit den auseinanderstrebenden Teilen der Spur verknüpft und können dieser Bewegung nur bis zu einem gewissen Grade durch ihr Längenwachstum entsprechen. Sie werden immer wieder abgerissen, sobald sie von den Begleitzellen am Rande des Stammxylems erfaßt worden sind, gelangen dann als solche Fragmente von einzelnen Tracheiden oder ganzen Tracheidenbündeln nach innen, werden in den im Holz verlaufenden Teil der Spur aufgenommen und hier meist endgültig zerdrückt.

Dieses Zerreißen von Tracheiden findet während der ganzen Vegetationsperiode statt, die abgerissenen Stücke sind in einem Längsschnitt durch die Blattspur auf die ganze Länge verteilt zu finden und zum Ende eines solchen Abschnittes befindet sich nur noch ein kurzer Rest von Tracheidenstücken am unteren Ende des Rindenteiles der Spur. Diese Reste werden im kommenden Jahr von den neu gebildeten Tracheiden der Reibungszone zusammengedrückt, tragen also zu einer gewissen Verdickung des basalen Endes der Rinden- spur bei und erscheinen in späteren Jahren als aufeinanderfolgende Stufen, da der rindenläufige Teil der Spur durch

das Dickenwachstum des Stammphloems immer wieder ein Stück vom Stammzylinder abrückt. - Dieses Bild veranlaßte MARK-FELDT zu der Bemerkung: "Die Spur reißt in jedem Jahr zum Ende der Vegetationsperiode gänzlich ab und wird im nächsten Jahr ergänzt". Seine diesbezügliche Zeichnung (Abb. 19a) läßt aber vermuten, daß auch er die unversehrt gebliebenen Tracheiden im unteren Teil der Spur beobachtet haben muß.

Der Zweck der oben beschriebenen Tracheidenfragmente, die aus der Reibungszone stammen, dürfte sich allein darin erfüllt haben, daß sie ursprünglich den Anschluß der im Holz verlaufenden Blattspurtracheiden an den Rindenteil der Spur herstellten. Sämtliche abgerissenen Teile finden sich nämlich nur im oberen Teil der Spur. - Dagegen laufen im unteren Teil der Spur die Tracheiden durch, sind nie zerrissen oder zerdrückt und haben auch durchwegs ein weiteres Lumen. Sie biegen in Abständen in das Holz des Stammes ab, stellen also die Verbindung zu diesem her. Dafür spricht auch die enge Verzahnung nur der Unterseite des Bündels mit dem darunterliegenden Holz, wie sie sich sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten durch das Bündel zeigt, während seitlich und nach oben keinerlei Verbindung zum Stammholz festzustellen ist.

Die ganze beschriebene Entwicklung beginnt erst im Verlauf der zweiten Vegetationsperiode. Im ersten Jahr sind noch keinerlei Zerreißen an der Austrittsstelle sowie auch keine Tracheidenfragmente im oberen Teil der Spur festzustellen. Und während auch am Anfang des zweiten Jahres über dem Tracheidenbündel der Blattspur nur Begleitzellen und Markstrahlzellen zu finden sind, werden im Endabschnitt der Spur aus der zweiten Vegetationsperiode mehr und mehr solcher Tracheidenfragmente sichtbar und in den folgenden Jahren bleibt dieses Bild immer das gleiche.

Für die Untersuchung der Wachstumsvorgänge an der Austrittsstelle muß zugestanden werden, daß es äußerst schwie-

rig ist, geeignete Schnitte herzustellen, da das Holzgewebe des Stammzylinders ein anderes Einbett- und Schneideverfahren erfordert als das Rindengewebe. So ist man auf Handschnitte angewiesen. Daher konnte Abb. 19 z.T. nur schematisiert gezeichnet werden und es mußten viele Mazerationspräparate zu Hilfe genommen werden, um definitiv eine mögliche Zellanordnung vor allem im Teilungszentrum der Begleitzellen angeben zu können. Soweit möglich und notwendig hält sich die Zeichnung aber an die Zellanordnung eines Schnittes. -

An dieser Stelle muß noch auf eine Veröffentlichung von H.J.BRAUN aufmerksam gemacht werden, die erst bei Abschluß der vorliegenden Arbeit bekannt wurde und die die hier gewonnenen Ergebnisse teilweise ergänzt und bestätigt. BRAUN beschreibt den "Anschluß von Laubbaumknospen an das Holz der Tragachsen": Die Blattlücke der Laubbäume (*Populus* u.a.) enthält meristematisches Gewebe, welches das "Knospenbasismark" liefert. Dieses Knospenbasismark ist von einem Prokambiumrest umgeben, der beim Austreiben (bei schlafenden Knospen u.U. erst nach einigen Jahren) den Anschluß des Xylems des Seitentriebes an das Holz der Tragachse herstellt. BRAUN bezeichnet die erhalten gebliebenen und im Holz der Tragachse sichtbaren "Blattlücken" als "Knospenbasismarkstrahlen". Ihre Zellen werden im Aussehen beschrieben wie die Begleitzellen im vorliegenden Text; ihnen kommt insofern noch eine gewisse Bedeutung zu, als sie der treibenden Knospe neben dem Rindengewebe als Zuleiter von Wasser zu dienen haben, bis das Holz des Seitentriebes so weit fertiggestellt ist, daß es diese Funktion selbst übernehmen kann. -

Der Anschluß des *P h l o e m s* der Blattspur an das des Stammes wurde nicht eingehender untersucht. Es ist zu vermuten, daß die noch meristematischen Begleitzellen vor der Austrittsstelle hier noch eine weitere Aufgabe zu erfüllen haben. Allerdings dürften dabei alle Zellen tätig sein, die die peripheren Lagen um die Anschlußstelle der beiden Spurteile aneinander bilden, also auch die Begleitzellen, die die Spur seitlich und oben begrenzen. Ein radialer Schnitt, der etwas seitlich durch die Austrittsstelle geführt wird, zeigt eine Ver-

bindungsmöglichkeit vom Phloem der Blattspur bis zum senkrecht verlaufenden Phloem des Stammes, das also nicht mehr nach draußen gebogen ist. Insgesamt ist der Anschluß nicht so schwierig zu gestalten, da keine so großen Entfernungen zwischen den auch hier auseinanderweichenden Phloemteilen der Spur bzw. des Stammzylinders auftreten (Abb. 19 und 19b).- In Abb. 19c sind die Verhältnisse räumlich dargestellt; der Mantel von meristematischen Begleitzellen ist für die Veranschaulichung in seiner Dicke und Ausdehnung übertrieben stark gezeichnet.

6. Die Spur nach dem Abfallen der Nadeln.

Stirbt die Spur ab, so wird sie an zwei Stellen unterbrochen: An der Ansatzstelle der Nadel selbst bringt normales Trennungsgewebe diese Nadel zum Abfallen, außerdem reißt die Spur endgültig an der Austrittsstelle aus dem Sekundärholz ab, da der meristematisch gebliebene Teil der Blattlücke seine Tätigkeit einstellt. Die letzten Reste von Bündeltracheiden werden vom Holz überwuchert, dessen Tracheiden in die senkrechte Lage zurückkehren, soweit sie nach außen gebogen waren. Dadurch wird auch die Öffnung für die Spur ganz oder fast ganz geschlossen. Es scheint, als ob die Begleitzellen in der Nähe der Austrittsstelle auch die Aufgabe gehabt hätten, die Lücke für die Spur offen zu halten, also einen gewissen Druck auf das unter der Spur liegende Kambium auszuüben. - Wo die Länge der Stammtracheiden unter der Spur nicht ausreicht, die Lücke zu verdecken, wird vom Stamm erst eine Art verholzten Wundparenchyms - vielleicht eine weitere und letzte Bildung der Zellen der Blattlücke! - entwickelt, bis die benachbarten Kambiumzellen sich gestreckt haben.

Der rindenläufige Teil der Spur wird zerdrückt und gelangt allmählich in die Borke.

Eine eigenartige Ausnahme machen hier die Araucarien. Lange nachdem die ohnedies so langlebigen Nadeln abgefallen sind, verläuft die Blattspur weiter durch das Holz und wird also an der Austrittsstelle ständig erneuert (THEISELTON - DYER).

II. Nadeln an Kurztrieben (Pinus u.ä.).

Bei Pinus sitzen die Nadeln endständig auf Kurztrieben, also eigentlich auf gestauchten Seitenzweigen. Diesem Umstand entspricht auch die Bildung und die fertige Anordnung der Blattspuren.

Die Anlage dieser Kurztriebe erfolgt bereits bei der Knospenbildung des Triebes für das kommende Jahr. In der Achsel von Schuppenblättern, in die hinein auch bereits Prokambiumstränge angelegt werden, entstehen eine Reihe von Schuppen in 2/5-Stellung, in deren Spirale zum Schluß auch die Nadeln eingefügt werden. Im Innersten bleibt schließlich noch ein Rest des Vegetationskegels erhalten (SACHER 1955).

Bei Larix u.ä. ist der Rest des apicalen Meristems insofern von Bedeutung, als er in einer ganzen Reihe von Jahren den Nadelkranz entstehen läßt und bei manchen dieser Kurztriebe schließlich auch einmal zum Langtrieb auswachsen kann.

Bezeichnend ist, daß in der Knospe von Pinus, die ja erst im kommenden Jahr austreiben wird, das System der Prokambiumstränge bereits bis zur Spitze angelegt wird. Allerdings sind im Stammzylinder der Pinaceen weit weniger Xylemprimanen zu finden als z.B. bei Picea; denn die im Frühjahr erscheinenden neuen Sproße der Kiefern wachsen sehr rasch, stellen vor allem bald das Längenwachstum ein und beginnen mit der Bildung des Sekundärholzes, d.h. mit dem Dickenwachstum. In der Vegetationsperiode, in der die Knospe treibt, werden daher auch - anders als bei Picea - keine Nadeln mehr gebildet, sie sind sämtlich im Vorjahr angelegt worden (SACHER). Es ist im Gegenteil an der Spitze der fertigen Knospe bereits der Vegetationskegel für den Langtrieb des zweiten auf die

Bildung folgenden Jahres zu erkennen (Abb. 21)! -

In die Nadel hinein führen wieder ausschließlich Blattspurtracheiden. So verlaufen auch im Kurztrieb, solange er das bleibt, - und bei *Pinus* ändert sich das auch nicht im Gegensatz zu *Larix* - immer nur Bündeltracheiden, auch wenn der Seitentrieb bis zu vier Jahren erhalten bleibt. Die Nadeln des Kurztriebes fallen in dieser Zeit nicht ab, so daß bei *Pinus* ähnliche Wachstumsvorgänge notwendig werden, wie sie bei *Picea* beschrieben wurden.

Allerdings finden sich bei *Pinus* keine eigentlichen Blattspuren, d.h. den einzelnen Nadeln zugeordnete Bündel mehr. Die Bündeltracheiden durchziehen das Holz des Stammes im ersten Jahr in kleinen Gruppen, die durch Markzellen (s.u.!) getrennt sind und in ihrer Gesamtheit ein ovales Querschnittsbild ergeben (Abb. 22 und 23). Von Jahr zu Jahr aber schließt sich der Ring mehr und mehr und wird kreisrund (Abb. 23). Auch das Mark, das im ersten Jahr im Querschnitt wie die Strahlen eines Sternes zwischen die Tracheidenbündel eingreift, rundet sich mit ab und nimmt zum Schluß nur mehr die Mitte der "Spur" ein. - Die Anzahl der Nadeln im Kurztrieb hat auf das Aussehen der Kurztriebspur keinen Einfluß. Die Vielzahl der Tracheidenbündel erklärt auch, daß in den Nadeln der Pinaceen nicht nur die eine Blattspur vorliegt wie bei den Nadeln an Langtrieben. Das gilt auch dann, wenn fünf Nadeln am Kurztrieb beisammenstehen, wie das bei vielen *Pinus*-arten der Fall ist.

Durch die ringförmige Anordnung der Tracheiden lassen sich diese beim Längenwachstum der Kurztriebspur von allen Seiten so anfügen, wie es bei *Picea* im unteren Teil der Spur zu beobachten ist. Die Meristemzellen der Spur werden wahrscheinlich sämtlich zu Bündeltracheiden, während sich im Zentrum echtes Mark befindet; eine weitere Übereinstimmung mit dem Bau eines echten Seitentriebes, es wird eben

nur kein Sekundärholz gebildet! Daher biegen die Tracheiden auch seitlich und sogar schräg nach oben aus. Sie sind im fertigen Zustand bedeutend kürzer und derber als bei Langtriebnadeln und sind auch nie abgerissen.

Die Richtung der Spur zum Holz entspricht dem raschen Dickenwachstum, das ja fast allen Pinusarten gemein ist. Bei Nadeln, die länger als zwei Jahre am Trieb erhalten bleiben, verläuft die Spur grundsätzlich annähernd senkrecht zum Stammholz. Bei Exemplaren, deren Nadeln schon nach zwei Jahren abfallen, hat die Spur deutlich eine schrägere Richtung (Abb. 24 a - c). Und diese Pflanzen zeigen auch immer ein dürftigeres Wachstum, sie leben unter entsprechend ungünstigeren Bedingungen.

- - -

Zusammenfassung.

1. Die Blattspuren der Coniferen entstehen durch Differenzierung im Randmeristem ("Periblem" HANSTEINS) des Vegetationskegels vor den dazugehörigen Blattprimordien und wachsen diesen entgegen (DE SLOOVER).
2. Die Blattspuren sind Bestandteile einer D i k t y o - s t e l e, die ausschließlich aus Prokambiumsträngen entsteht; daher wachsen sie auch später an der Austrittsstelle der Spur aus dem Stammzylinder beim Dickenwachstum des Holzes als P r i m ä r x y l e m weiter.
3. Die Diktyostele des Primärxylems (stamm- und blatteigene Bündel) steckt in einer S o l e n o s t e l e (nur stammeigene Tracheiden) des S e k u n d ä r h o l z e s. Diese Solenostele wird durch die Blattspuren der Diktyostele durchbrochen.

4. Bei der Differenzierung des Sekundärholzes und dessen Dickenwachstum wird die zunächst sehr steil verlaufende Spur in die Waagrechte umgebogen und muß später an der Austrittsstelle immer wieder erneuert werden.
5. Die Zellen der Blattlücke wachsen mit der Spur weiter, stellen vor der Austrittsstelle meristematisches und differenzierungsfähiges Gewebe dar und werden zu dickwandigen "Begleitzellen", falls sie sich nicht für eine bestimmte Aufgabe zu differenzieren hatten.
6. Bei Langtriebnadeln werden im unteren Teil der Spur bei deren späteren Ergänzungswachstum Tracheiden gebildet, die grundsätzlich unversehrt bleiben und die die Verbindung zum Stammholz herzustellen haben. Im oberen Teil der Spur - soweit sie sich im Stammzylinder befindet - sind Tracheidenfragmente zu beobachten, die aus der Reibungszone der beim Dickenwachstum des Stammes auseinanderstrebenden Enden des im Holz verlaufenden- und des Rinden-teiles der Spur stammen und die im unversehrten Zustand den Anschluß der beiden Spurteile aneinander herzustellen haben. - Alle nachträglich gebildeten Spurtracheiden stammen aus dem Restmeristem der Blattlücke.
7. Die Kurztriebe der Pinaceen werden sämtlich in dem Jahr angelegt, in dem die Knospe des Langtriebes gestaltet wird, an dem diese Kurztriebe sitzen. In der ersten Vegetationsperiode des jungen Triebes entstehen an diesem keine Nadeln mehr (SACHER).
8. Die Kurztriebe sind echte, gestauchte Seitenzweige, in denen allerdings kein Sekundärholz gebildet wird. Die Tracheidenbündel des Primärxylems rücken allmählich zu einem geschlossenen Ring zusammen.
9. Bei den Pinaceen entstehen keine "Begleitzellen" mit verdickten Wänden. Im Innern der "Kurztriebspur" befindet sich echtes Mark (überhaupt zeigt die Vegetations-

spitze der Kurztriebe die gleiche Gliederung in Markmeristem, Randmeristem usw. wie die Spitze eines Langtriebes; vgl. auch SACHER und BRAUN!). Auch fallen keine Tracheidenfragmente an, da die nachträglich wachsenden Spurtracheiden peripher von allen Seiten angefügt werden.

10. Nach dem Abfallen der Nadeln wird - mit Ausnahme der Araucarien - die durch die Blattspur verursachte Lücke im Sekundärholz geschlossen; Das Meristem der Blattlücke stellt seine Tätigkeit ein.

Erläuterungen zu den Abbildungen.

- Abb. 1. : *Picea excelsa*, Verlauf der Blattspur in einem einjährigen Trieb (13,5 x).
- Abb. 2. : *Picea excelsa*, Verlauf der Spur in einem dreijährigen Trieb. Soweit sie das Sekundärholz durchläuft, nimmt sie zu diesem einen Winkel von ca. 85° ein (M=Mark, StX = Sekundärholz, R = Rinde, Bk = Blattkissen; Vergr. 13,5 x).
- Abb. 3. : *Taxus baccata*, Verlauf der Spur im fünfjährigen Sproß, Winkel ca. 65°; Vergr. 13,5 x.
- Abb. 4. : *Picea excelsa*, Blattspur längs: MZ = Markstrahlzellen, TF = Tracheidenfragmente im oberen Teil der Spur, BZ = Begleitzellen, Spt = unversehrte Spurtracheiden im unteren Teil der Spur (120 x).
- Abb. 5. : *Picea excelsa*, Blattspurtracheide aus dem unteren Teil der Spur längs (1100 x).
- Abb. 6. : *Picea excelsa*, Begleitzelle mit verdickten Wänden (600 x).
- Abb. 7. : *Picea excelsa*, Längsschnitt durch den jungen Trieb in einer Fichtenknospe bei Einsetzen des Längenwachstums desselben. Das eingerahmte Feld ist in Abb. 12 vergrößert gezeichnet. In der Nähe des Vegetationskegels sind die Prokambiumzellen in kleinen Gruppen im Entstehen (50 x).
- Abb. 8. : *Taxus baccata*, Querschnitt durch den Vegetationskegel in Höhe des 4., 7., 9., 10. und 11. Knotens. In Fig. a sind die Blattprimordien im Entstehen, zu denen Fig. b - e deutlich Blattspuren erkennen lassen (nach DE SLOOVER).
- Abb. 9. : Längsschnitt durch den Vegetationskegel von *Picea excelsa*. Gliederung in Randmeristem und Markmeristem. Die dem Mark zugewandte Flanke des Randmeristems beginnt sich zu Prokambium- bzw. Blattlückengewebe zu differenzieren. Im allgemeinen läßt die Gestalt der Zellen nur schwer eine Entscheidung über die zukünftige Funktion einer meristematischen Zelle zu (450 x).
- Abb. 9a. : Blockdiagramm eines Vegetationskegels. An der Innenseite des Randmeristems (weiß) die in Entstehung begriffenen Prokambiumzellen. Punktiert: Mark.
- Abb. 10. : Längsschnitt durch die Knospe von *Picea excelsa*, der den Prokambiumzylinder tangential trifft. Deutlich sind die Zellen der Blattlücke von den Prokambiumzellen zu unterscheiden. Auch der Ver-

lauf der Spur 1 läßt sich eindeutig verfolgen (Sympodium mit Spur 6, Verschmelzen mit Spur 9). Der Schnitt läßt auch den "spiraligen" Verlauf der Spur erkennen (250 x).

- Abb. 11. : Blockdiagramm des Prokambiumzylinders von *Picea excelsa* vor dem Streckungswachstum des Sprosses (Diktyostele).
- Abb. 12. : *Picea excelsa*, radialer Längsschnitt durch eine prokambiale Spur vor dem Streckungswachstum der Knospe; vgl. Abb. 7! (600 x).
- Abb. 13. : *Picea excelsa*, radialer Längsschnitt durch die prokambiale Spur nach fast vollendetem Streckungswachstum des Triebes. Zu beachten ist die gewaltige Verlängerung der Blattlücke (100 x).
- Abb. 12a, 13a.: *Picea excelsa*, prokambiale Spuren vor und nach dem Streckungswachstum des Triebes.
Vergr.: 12a: 50 x, 13a: 25 x.
- Abb. 14. : *Picea excelsa*, radialer Längsschnitt durch eine Blattspur in einem älteren Sproß in der Nähe des Marks. Über der Blattlücke haben die Zellen des Sekundärholzes diese immer mehr eingeengt.
Linie a: etwaige Schnitthöhe für 14a (120 x).
- Abb. 14a. : *Picea excelsa*, Querschnitt durch eine Blattspur, die fast parallel mit dem Sekundärholz verläuft. Zwischen Mark und Spur Begleitzellen; schwarz: verharzte Markzellen (150 x).
- Abb. 15. : *Picea excelsa*, Querschnitt durch eine Spur in der Nähe des Markzylinders mit sehr hoher Blattlücke (100 x).
- Abb. 16. : *Picea excelsa*, Querschnitt durch die Spur etwa an der äußeren Begrenzung des ersten Jahresringes (vgl. Abb. 14 ; Vergr. 100 x).
- Abb. 17. : *Picea excelsa*, Querschnitt durch eine dreijährige Spur unmittelbar unter der Kambiumschicht. Die Begleitzellen sind noch unverholzt, im oberen Teil der Spur sind Tracheiden mit sehr engem Lumen zu beobachten (vgl. Abb. 19; Vergr. 150 x).
- Abb. 18. : Räumliche Verteilung von primärem und sekundärem Holz in einem etwa dreijährigen Fichtenzweig. Erläuterung im Text.
- Abb. 19. : *Picea excelsa*, radialer Längsschnitt durch die Spur an der Austrittsstelle aus dem Stammzylinder (K = Kambium). Das Stammxylem unter der Spur ist stark nach außen gebogen. Der Rindenteil der Spur wird von hier nach außen geschoben, wenn das Sekundärholz in die Dicke wächst.

Zwischen den beiden Teilen der Spur die Tracheiden der Reibungszone! RM = Restmeristem der Blattlücke, das die Tracheiden für den im Holz verlaufenden Teil der Spur sowie die der Reibungszone liefert; z.T. schematisiert (100 x).

- Abb. 19a. : Stufenbildung am unteren Ende des Rindenteiles der Spur in einem siebenjährigen Zweig. Auch die stark schematisierte Zeichnung läßt erkennen, daß im unteren Teil der Spur die Tracheiden durchlaufen dürften (nach MARKFELDT).
- Abb. 19b. : *Picea excelsa*, radialer Längsschnitt durch die Austrittsstelle, der die Spur etwas seitlich trifft, so daß das Xylem der Spur gerade noch angeschnitten ist. Das Phloem der Spur reicht bis in die Nähe der Abrißstelle (vgl. 19). Punktiert: meristematische Begleitzellen, weiß: Phloem. Vergr. 50 x.
- Abb. 19c. : Austrittsstelle der Spur aus dem Phloem (Blockbild). Da sich die Spur jedes Jahr ein Stück hebt, (Abb. 2), endet das Stammphloem in übereinanderliegenden Stufen. Schwarz und punktiert: Phloem. Die noch meristematischen Begleitzellen sind als geschlossene Manschette dargestellt, in Wirklichkeit greifen sie recht unregelmäßig über die Anschlußstelle hinaus.
- Abb. 20. : Bildung der Achselknospen aus dem Gewebe der Blattlücke bei *Hibiscus cannabinus*. Schnitte durch Achselknospen bei *Picea* zeigen das gleiche Bild (nach KUNDU und RAO).
- Abb. 21. : *Pinus silvestris*, Längsschnitt durch das terminale Ende einer Langtriebknospe. Die "Protostele" (Prokambiumzellen vor dem Streckungswachstum) ist bereits fertig angelegt, der junge Trieb wird nur mehr ein Streckungswachstum erfahren. Am apikalen Ende des Sprosses ist der Vegetationskegel zu erkennen, der den Langtrieb des zweitnächsten Jahres ergeben wird (50 x).
- Abb. 22. : *Pinus silvestris*, Querschnitt durch eine "Kurztriebspur" in einem einjährigen Sproß. Die Spurtracheiden sind ihrerseits ringförmig angeordnet. Der Anschluß zum Holz findet auch seitlich statt. Vergr. 120 x; punktiert: Mark.
- Abb. 23. : *Pinus silvestris*, "Kurztriebspuren" in a) einem einjährigen, b) einem vierjährigen Langtrieb quer. (M = Mark, Bt = Bündeltracheiden, Z = Zone des im Verlauf gestörten Sekundärholzes; Vergr. 40 x).
- Abb. 24. : *Pinus silvestris*, Kurztriebspuren längs. a) und b) bei Pflanzen, an denen die Nadeln zwei Jahre erhalten blieben, c) in einem vierjährigen Trieb (fast waagrecht verlaufende Spur!); Vergr. 13,5 x.

Literaturverzeichnis.

=====

- BARTHELMESS, A., Über den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stelenbau bei den Coniferen. Bot. Archiv 37, 207 - 260, 1935.
- DE BARY, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Handb. phys. Bot. 3, 1877.
- BERTRAND, C.E., Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. Ann. Sc. Nat. 5. Ser., 20, 1874, 5 - 153, t. 1 - 12.
- BRAUN, H. J., Der Anschluß von Laubbaumknospen an das Holz der Tragachsen. Ber. deutsch. Bot. Ges. LXXIII, 1960, Heft 7, 258 - 264.
- CAMEFORT, H., Étude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. I. Structure du point végétatif des quelques Gymnospermes. Ann. Sc. nat. Bot. Ser. 11, 17, 1956, 1 - 87.
- , Structure de l'apex caulinaire des Gymnospermes. Année biol. Ser. 3, 32, 1956, 401 - 416.
- COULTER, J.M. and CHAMBERLAIN, CH. J., Morphologie of Gymnospermes. Chicago 1925, 9ff., 228 ff.
- ELLIOTT, J.H., The development of the Vascular system in the evergreen leaves more than one year old. Ann. Bot., N.s. 1, 1937, 107 - 127.
- ESAU, K., Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Rev. 9, 1943, 125 - 206.
- GARRISON, RH., Studies in the development of axillary buds. Amer. J. Bot. 42, 1955, 257 - 266.
- GEYLER, H. TH., Über den Gefäßbündelverlauf in den Blattregionen der Coniferen. Jahrb. wiss. Bot. 6, 1867, 1 - 154.
- GRIFFITH, M., Foliar ontogeny in Podocarpus macrophyllus, with special reference to transfusion tissue. Amer. J. Bot. 44, 1957, 705 - 715.
- v. GUTTENBERG, H., Histogenetische Studien an Cupressus sempervirens L. und Casuarina distyla Vent. Österr. bot. Z. 102, 1955, 420 - 435.
- HELM, J., Untersuchungen über die Differenzierung der Sproßscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Prokambiums. Planta 15, 1932, 105 - 191.
- JEFFREY, E.C., The structure and the development of the stem in Pteridophyta and Gymnospermes. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, CXC, 1902, 119 - 146.
- KOCH, L., Über den Bau und das Wachstum der Sproßspitze der Phanerogamen. I. Gymnospermen. Jahrb. wiss. Bot. 22, 1891, 491 ff.
- KRAUS, G., Die Lebensdauer der immergrünen Blätter. Sitz.-ber. d. Naturforsch. Ges. Halle 1880.

- KUNDU, B.C. and RAO, N.S., Origin and development of axillary buds in *Hibiscus cannabinus*. Amer. J. Bot. 42, 1955, 830 - 836.
- LEMOIGNE, I., Étude de la structure interne de la tige chez *Sigillaria bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin. Ann. Sci. nat. Bot. Ser. 11, 18, 1958, 71 - 89.
- LOUIS, J., L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des dicotylées et des gymnospermes. Cellule 44, 1935, 87 ff.
- MARKFELDT, O., Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. Flora 68, 1885, 33 - 39 und 81 - 90.
- NÄGELI, C., Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beitr. z. wiss. Bot. 1, Leipzig 1858.
- PARKE, R.V., Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*. Amer. J. Bot. 46, 1959, 110 - 118.
- SACHER, J.J., Dwarf shoot ontogeny in *Pinus lambertiana*. Amer. J. Bot. 42, 1955, 784 - 792.
- SANIO, K., Über endogene Gefäßbündelbildung, Bot. Ztg. 22, 193 - 204, 207 - 217, 221 - 231.
- DE SLOOVER, J., Recherches sur l'histogénèse de tissus conducteurs. II. Le sens longitudinal de la différenciation du procambium, du xylème et du phloème chez *Coleus*, *Ligustrum*, *Anagallis* et *Taxus*. Cellule 59, 1958, 53 - 202 (*Taxus* 159 ff.).
- STRASBURGER, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891 (Coniferen 1 - 140).
- THISELTON-DYER, W., Morphological Notes: I. Persistence of leave traces. Ann. Bot. 15, 1901, 423 - 425.
- THOMPSON, W.P., The origin of ray tracheids in Coniferae. Bot. Gaz. LIII, 1912, 331 - 338, T. 24 - 25.
- TISON, A., Les Traces foliaires des conifères dans leur rapport avec l'épaississement de la tige. Mem. de la Soc. Linéenne de Normandie XXI, 1902 - 21a, 59 - 84.
- TROLL, W. und WEBER, H., Morphologie einschließlich Anatomie. Fortschr. Bot. 17, 1955, 16 - 50 (S. 27 ff. Entwicklung und Anatomie des Leitgewebes). Hier weitere Literaturangaben!



Abb. 1



Abb. 3

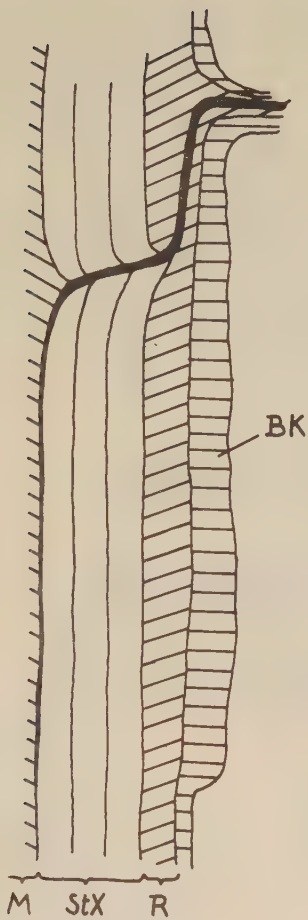


Abb. 2

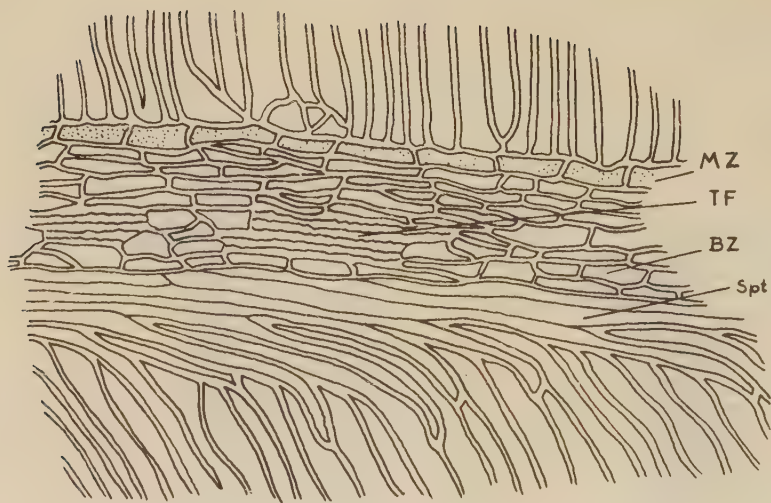


Abb. 4



Abb. 5

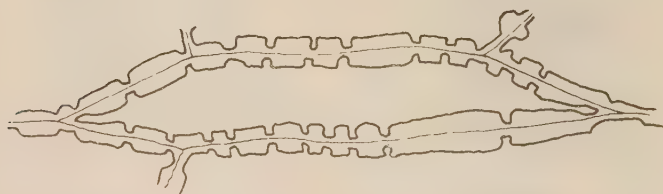
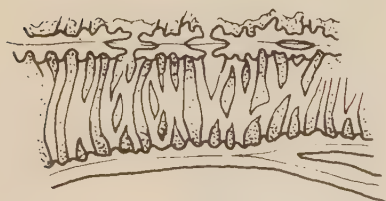


Abb. 6



Abb. 7

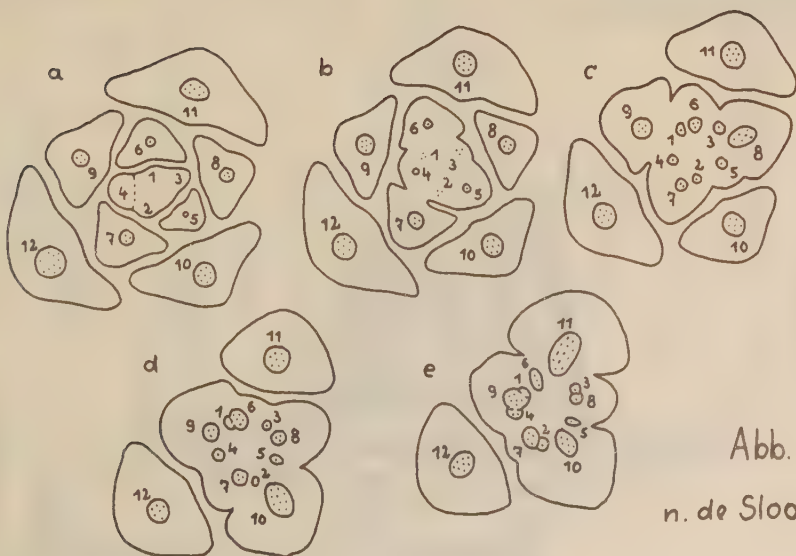


Abb. 8

n. de Sloover

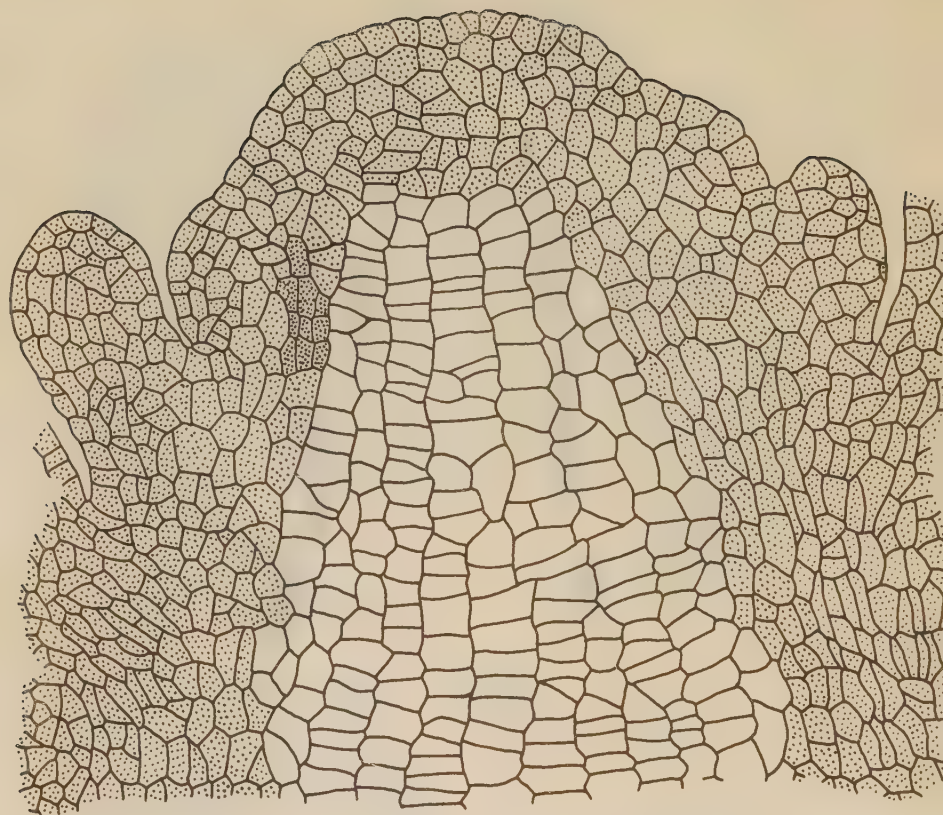


Abb. 9

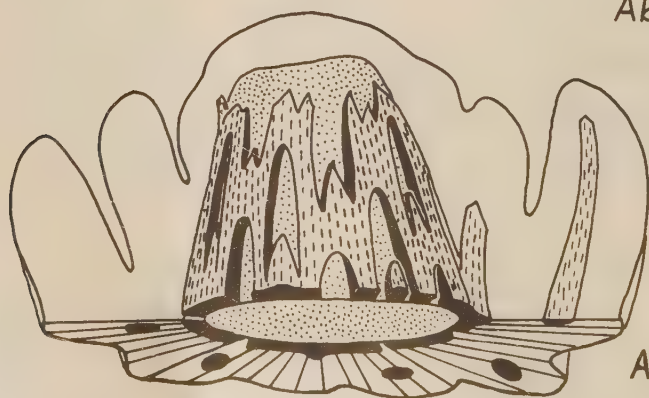


Abb. 9a

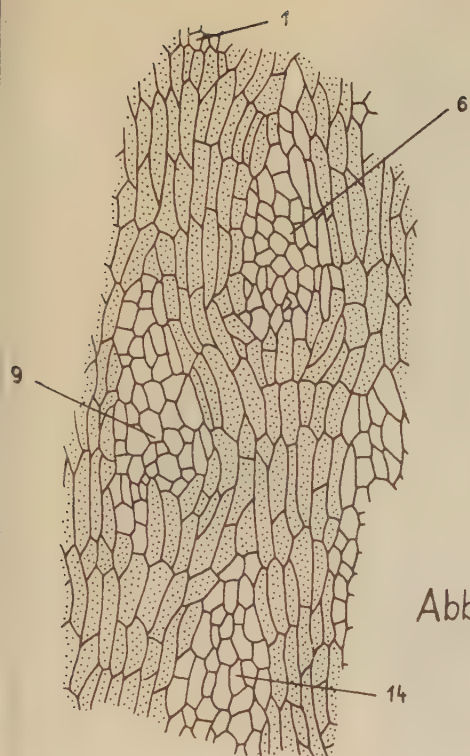


Abb. 10

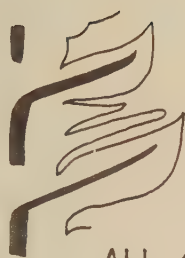


Abb. 12a

Abb.
13a

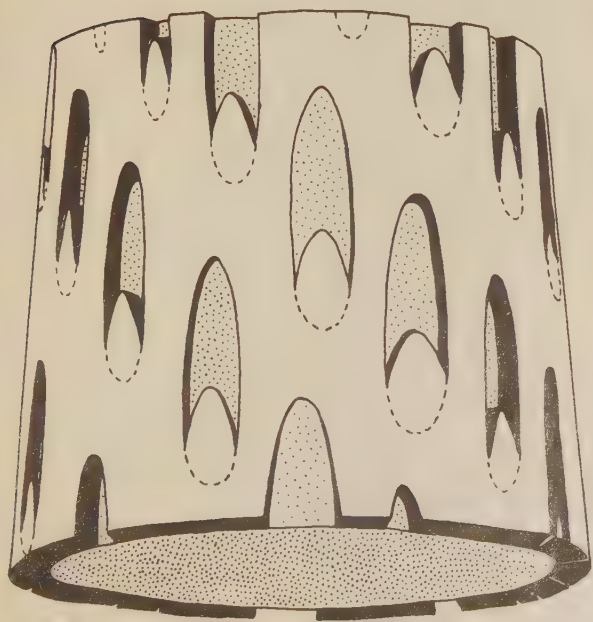


Abb. 11

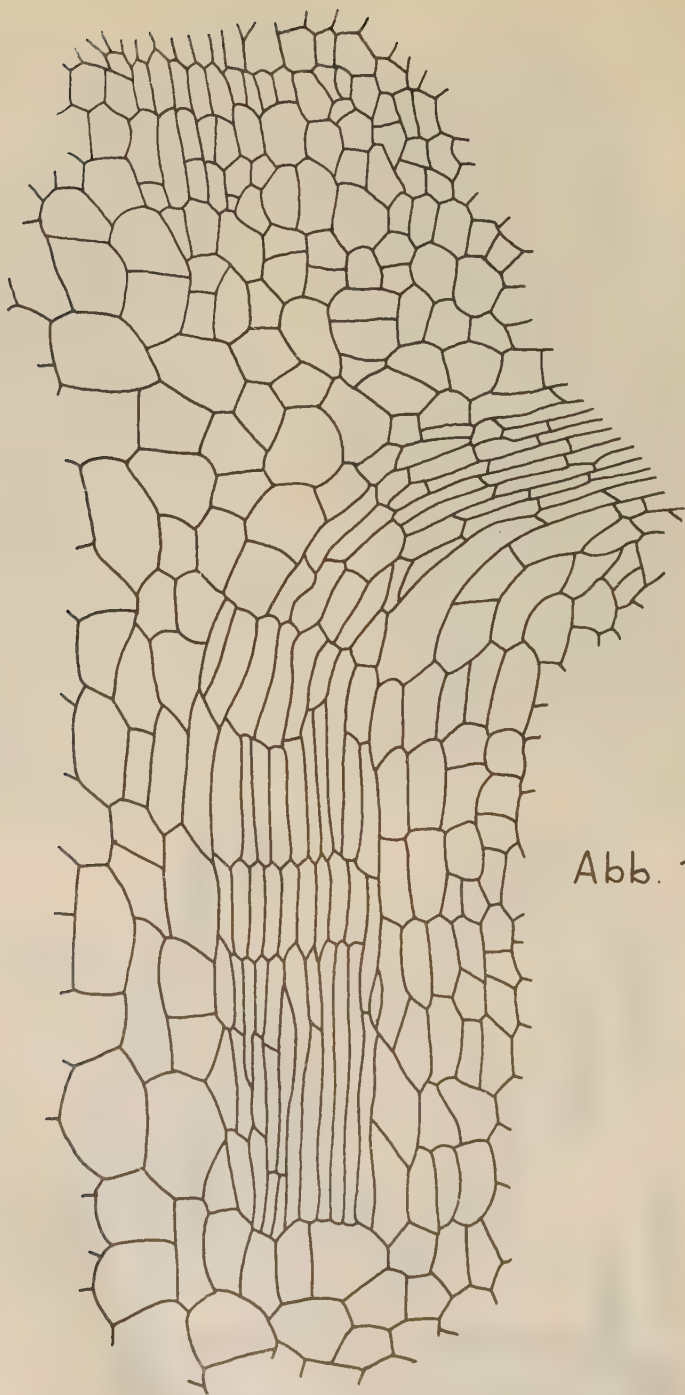
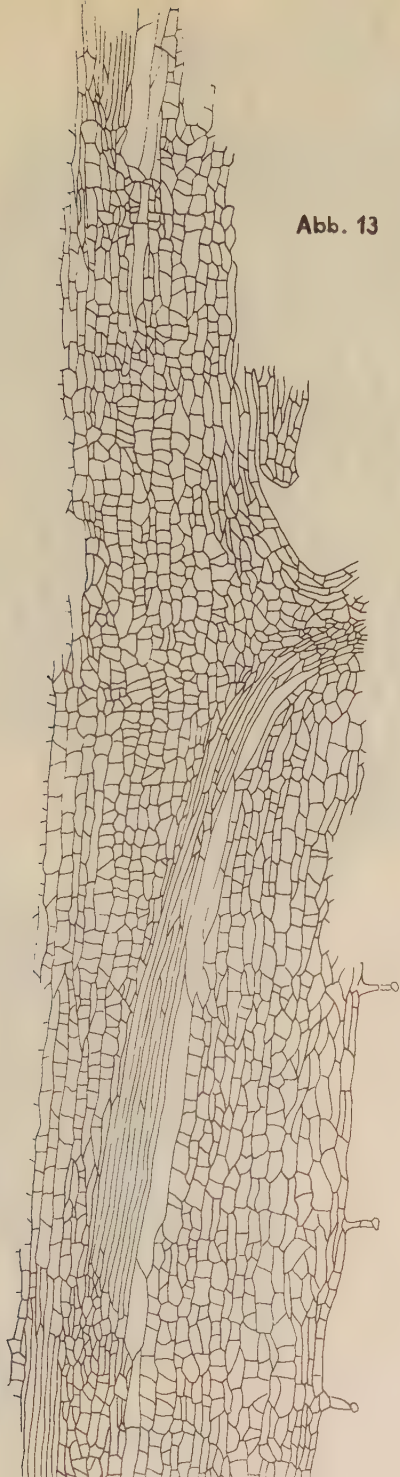


Abb. 12

Abb. 13



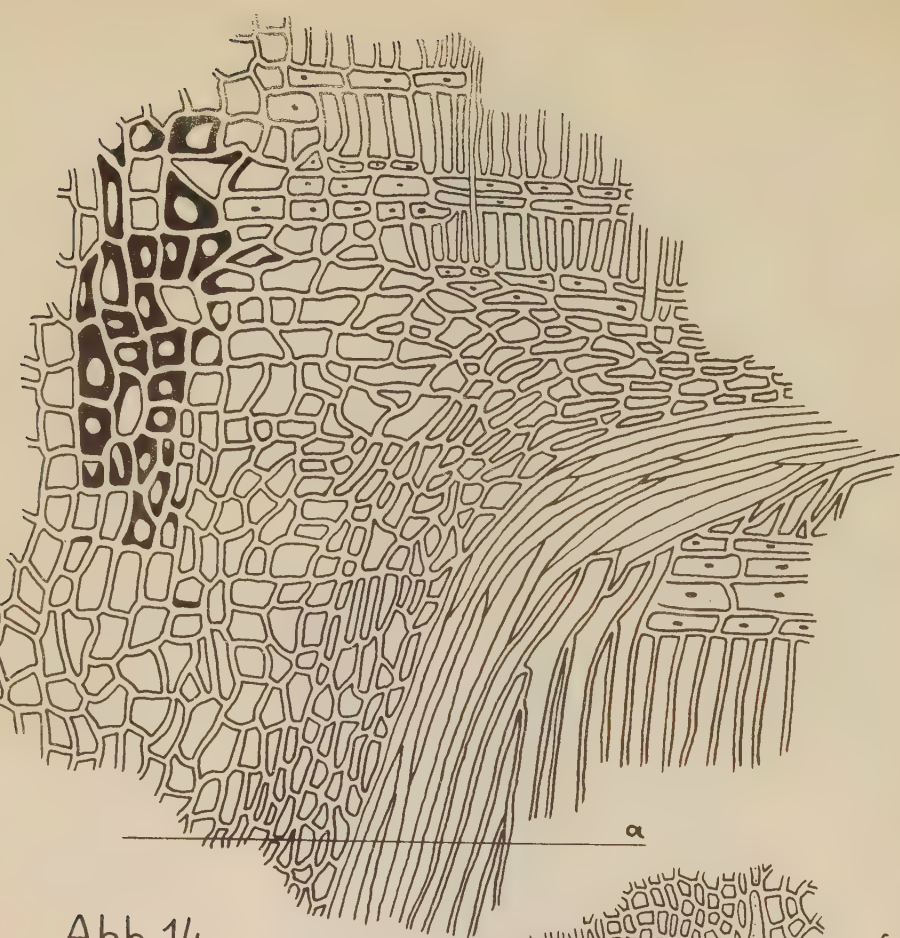


Abb.14

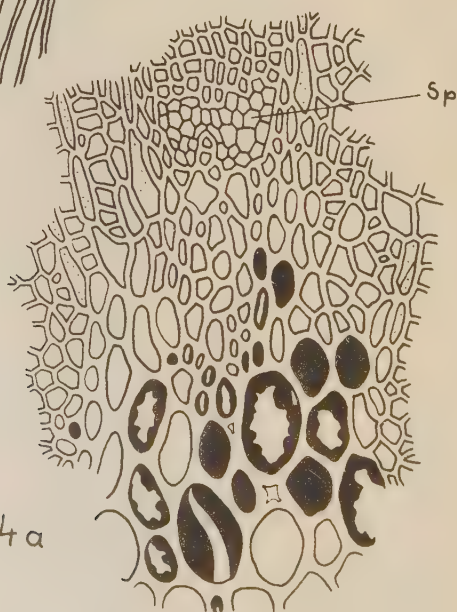


Abb.14a

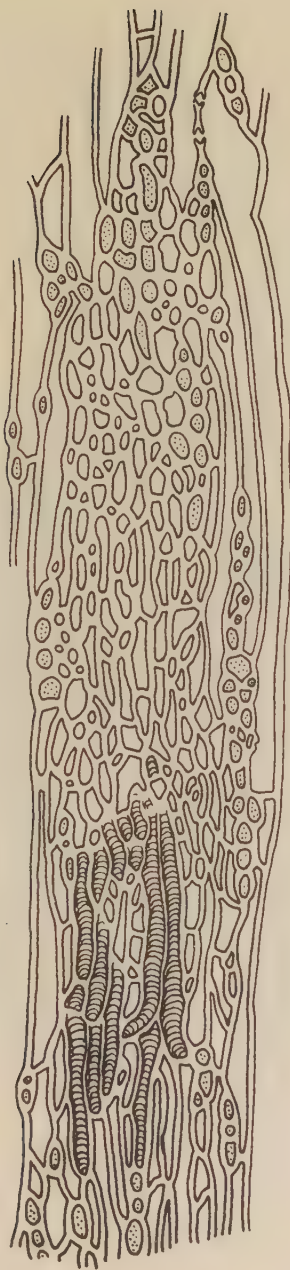


Abb. 15

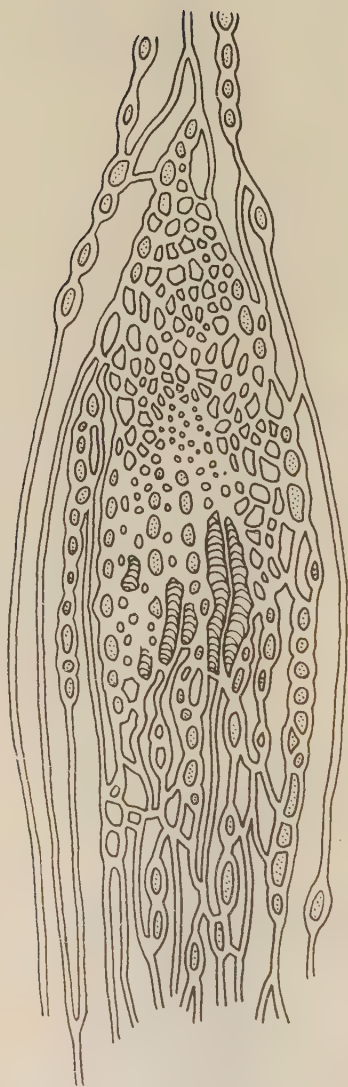


Abb. 16



Abb. 17

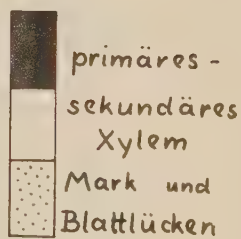
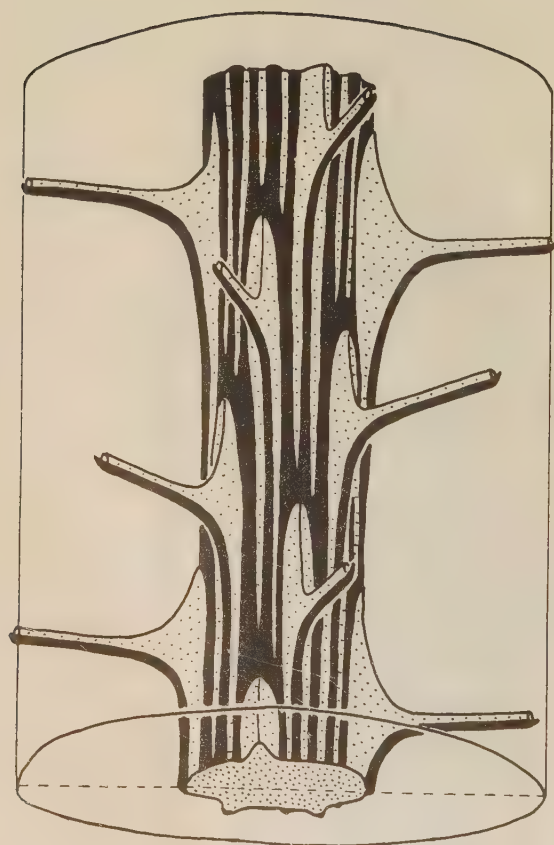


Abb. 18

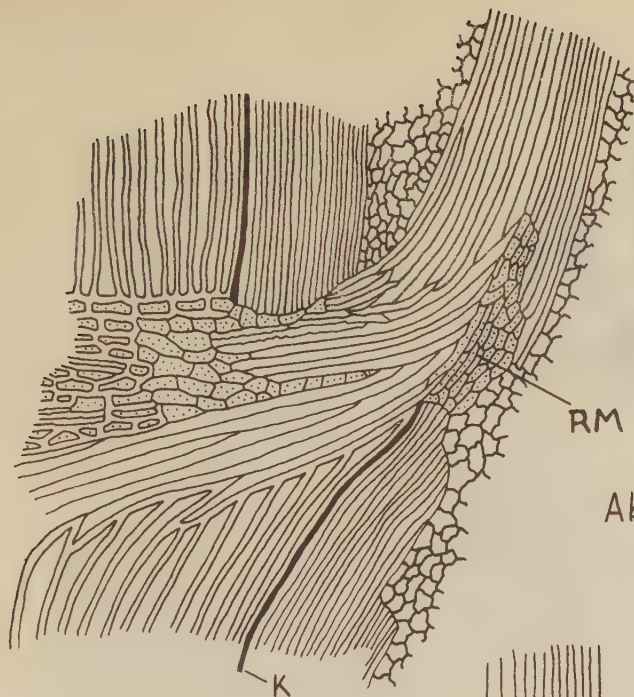


Abb. 19



Abb. 19a n. Markfeldt

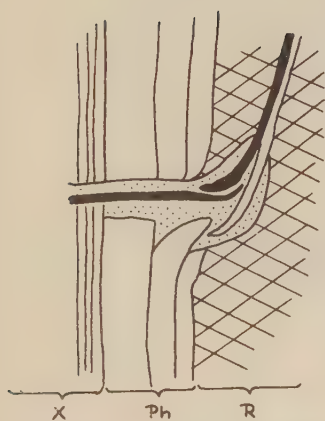


Abb. 19b



Abb.
19c



Abb. 20
n. Kundu u. Rao

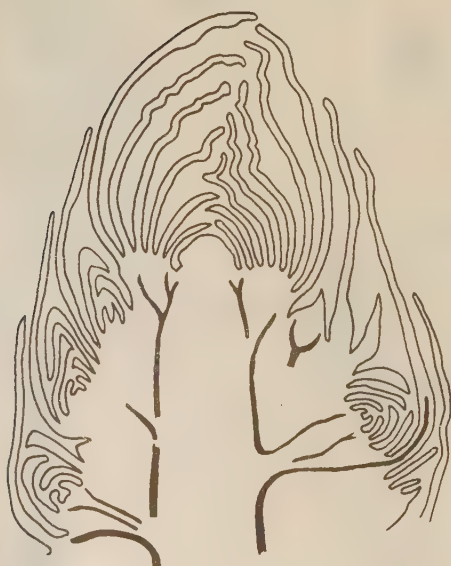


Abb. 21

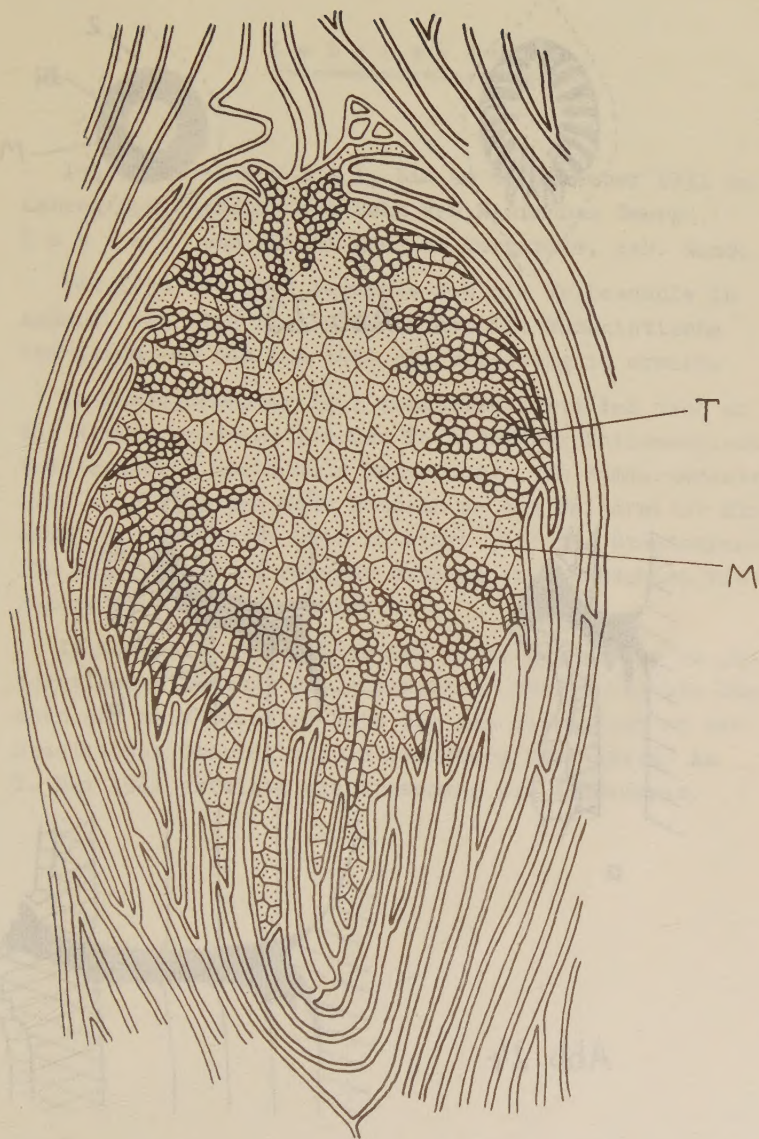


Abb. 22

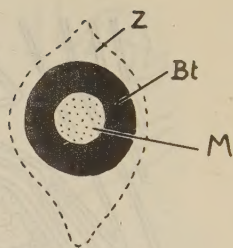
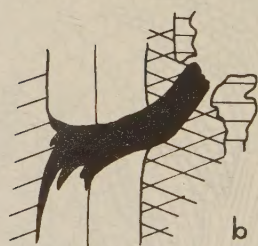


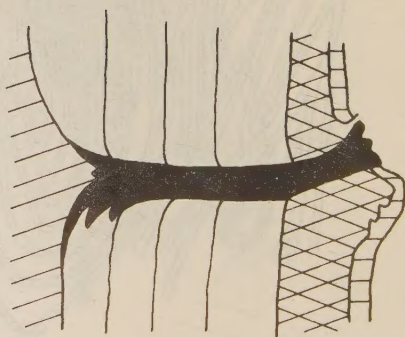
Abb. 23



a



b



c

Abb. 24

Lebenslauf.

Ich, Paul K e s t e l, bin am 8. November 1931 in Amberg/Opf. geboren als Sohn des Kaufmanns Georg K e s t e l und seiner Ehefrau Margarete, geb. Raab.

Von 1938 bis 1942 besuchte ich die Volksschule in Amberg, von 1942 bis 1951 das dortige Humanistische Gymnasium, an dem ich 1951 das Reifezeugnis erwarb.

Im Wintersemester 1951 immatrikulierte ich mich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Philosophisch-theologischen Hochschule Regensburg. Vom Sommersemester 1954 ab setzte ich mein Studium an der Universität München fort und legte hier im Jahre 1957 das Staatsexamen für das Lehramt an Höheren Schulen in den Fächern Biologie, Chemie und Erdkunde ab.

Im November 1959 schloß ich meine Ausbildung am pädagogischen Seminar der Rupprecht - Oberrealschule München ab. Seit Dezember 1959 bin ich als Lehrer an der Staatlichen Oberrealschule Münchberg/Ofr. tätig. Am 1. Mai 1961 erfolgte die Ernennung zum Studienrat.

